

**SVEU ILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATI KI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK**

**ALELOPATIJA
ALLELOPATHY**

SEMINARSKI RAD

**Anita Miloši
Preddiplomski studij molekularne biologije
(Undergraduate Study of Molecular Biology)**

Mentor: prof. dr. sc. Branka Pevalek-Kozlina

Zagreb, 2012.

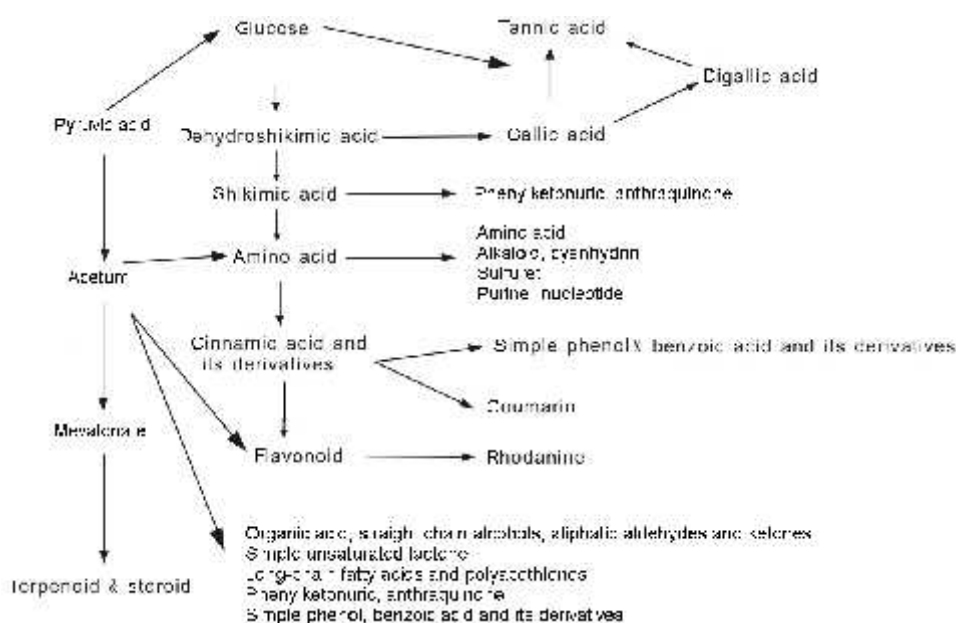
SADRŽAJ

1. UVOD	3
2. POVIJEST ALELOPATIJE	5
3. FENOLI – SEKUNDARNI METABOLITI KAO NAJ EŠ E ALELOKEMIKALIJE	6
4. PRIMJERI ALELOPATIJE	10
4.1. Alelopatija kao mehanizam invazije <i>Typha angustifolia</i>	10
4.2. Alelokemikalije ispuštene iz biljaka riže (<i>Oryza sativa</i>)	11
4.3. Alelopatska svojstva crnog oraha (<i>Juglans nigra</i>)	12
5. EKOLOŠKI POGLED NA ALELOPATIJU	15
6. ZAKLJU AK	18
7. SAŽETAK	19
8. SUMMARY	20
9. LITERATURA	21

1. UVOD

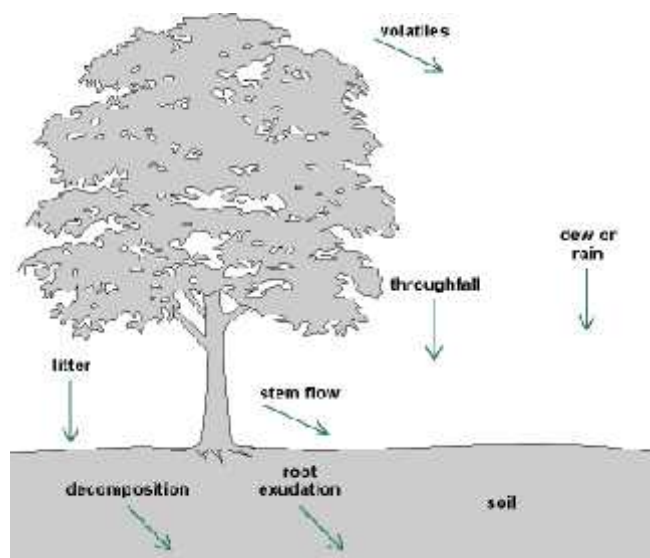
Alelopatija je biološki fenomen kada organizam sintetizira i izlučuje spojeve koji djeluju na druge organizme koji se nalaze u okolini, na njezin rast, preživljenje ili reprodukciju drugog organizma (mijenjaju i fiziološko-biokemijske procese), bilo pozitivno ili negativno. Alelopatija je karakteristična za alge, mikroorganizme, koralje, gljive, ali najčešće se veže uz biljke, o čemu će biti riječ u ovom radu. Takvi biološki spojevi nazvani su alelokemikalije. One predstavljaju skup sekundarnih metabolita koje biljka stvara; to su spojevi, koji za razliku od primarnih metabolita, nisu uključeni u rast i razvoj biljke, već nastaju sekundarnim reakcijama iz primarnih metabolita. Na temelju različitih struktura i svojstava, alelokemikalije možemo podijeliti u sljedeće kategorije: a) organske kiseline topive u vodi, nerazgranati alkoholi, alifatski aldehidi i ketoni, b) jednostavni nezasićeni laktoni, c) dugolanane masne kiseline i poliacetileni, d) kvinini (benzokvinon, antrakvinon i složeni kvinini), e) fenoli, f) cimetna kiselina i njeni derivati, g) kumarini, h) flavonoidi, i) tanini, j) steroidi i terpeni. [Zhao-Lui, 2010]. Na Slici 1. prikazan je biosintetski put većine alelopatičkih tvari.

Alelopatičke tvari mogu se nalaziti u mnogim dijelovima biljke, uključujući i korijen, listove, cvijet, sjemenke, meristeme. U okoliš mogu biti ispuštene na nekoliko načina: izlučivanjem kroz žlijezde na korijenu, trulenjem otpalog lišća ili uginulog korijena, ispiranjem iz listova kišom ili maglom, hlapljenjem u zrak odakle dopijevaju u tlo (Slika 2.).



Slika 1. Biosintetski put nekih alelokemikalija [Zhao-Lui, 2010].

Alelopatija, zapravo, predstavlja jedan od načina kako neke biljke preživljavaju u prirodi, reduciraju i kompeticiju drugih biljaka koje su u blizini. Izloženost osjetljive biljke alelokemikalijama može dovesti do nekih promjena u procesima rasta, razvoja i germinacije, tj. reproduktivnog ciklusa. Konkretno, vidljive morfološke promjene odnose se na inhibirani ili usporeni razvoj sjemenki, zatim u incinaciju produživanje koleoptile te razvitak korijena i izdanka. Inhibicija rasta biljaka koje se nalaze u blizini očituje se u inhibiciji klijanja sjemenki, primanju iona te inhibiciji staničnog dioba.



Slika 2. Ispuštanje alelopatskih tvari u okoliš
(<http://accessscience.com>)

2. POVIJEST ALELOPATIJE

Ljudi su primjećivali da neke biljke mogu imati negativan utjecaj na druge još davno prije nego li je termin alelopatija uveden u uporabu. Riječ alelopatija, koja dolazi od dviju grčkih riječi, *allelon-* jedan drugoga i *pathos-* patiti, prvi je upotrijebio austrijski profesor Hans Molisch (Slika 3.) 1937. godine u knjizi *Der Einfluss einer Pflanze auf die andere - Allelopathie*. Molisch je koristio tu riječ kako bi opisao inhibiciju i utjecaj jedne biljke, putem biokemijskih interakcija, na rast susjedne biljke. Whittaker i Feeny su 1971. objavili članak u časopisu *Science* u kojem su definirali alelokemijske reakcije kao sve kemijske interakcije između organizama. Elroy Leon Rice je 1984. godine proširio definiciju o alelopatiji uključivši u nju sve izravne pozitivne ili negativne utjecaje jedne biljke na drugu biljku ili mikroorganizam, oslobađanjem biokemikalija u okoliš. International Homeopathy Society 1996. godine iznijelo je još jednu definiciju koja kaže da je alelopatija svaki proces koji uključuje sekundarne metabolite (nastale kao produkt iz biljaka, algi, bakterija i gljiva), a utječe na rast i razvoj biološkog i agrokulturnog sustava. Još veća zbrka nastala je oko tog pojma jer su zoolozi posudili taj termin kako bi opisali kemijske interakcije između beskralješnjaka, npr. koralja i spužvi. Alelopatija nije univerzalno prihvaćena ni u ekologiji jer neki tvrde kako se ona ne može razlikovati od kompeticije. (Kompeticija je negativan odnos između organizama koji rezultira korištenjem zajedničkog, ograničenog resursa, npr. hrane, prostora). Iako neki autori tvrde kako je alelopatija jedan tip biljne kompeticije [Jarchow, 2009.].

Meni se osobno najviše svidjela definicija alelopatije koja glasi: Alelopatija je izravan negativan utjecaj jednog organizma na drugi, kao posljedica ispuštanja određenih tvari u okoliš.



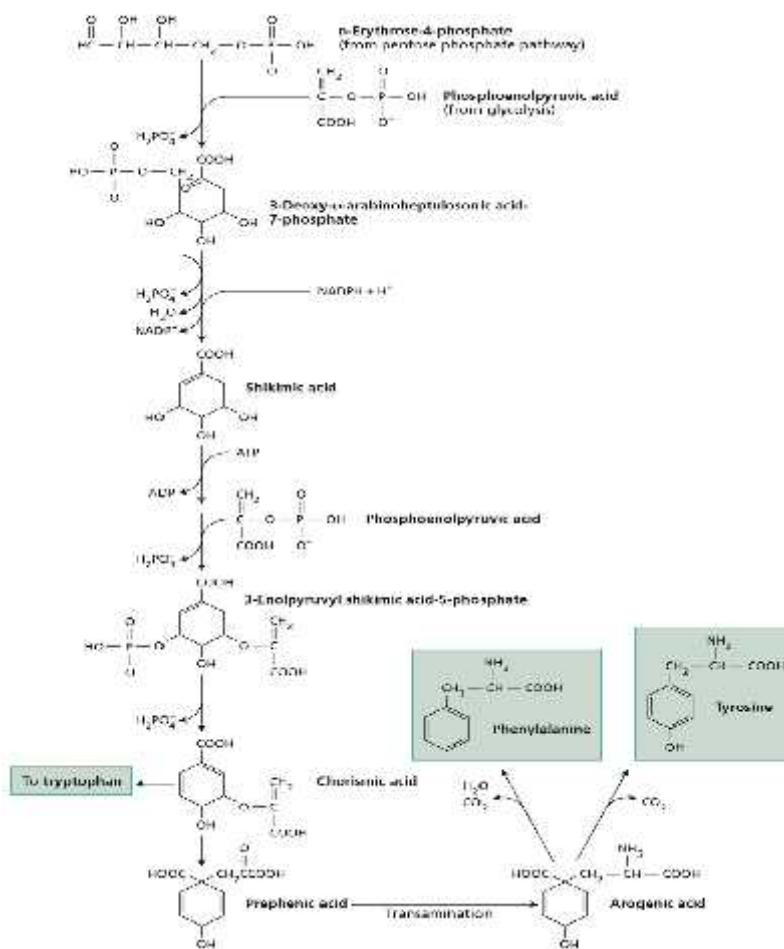
Slika 3. Hans Molisch (<http://www.nationaalherbarium.nl>)

3. FENOLI – SEKUNDARNI METABOLITI KAO NAJ EŠ E ALELOKEMIKALIJE

Kao što je u uvodu spomenuto, ve ina alelokemikalija zapravo su sekundarni metaboliti, odnosno produkti biljaka koje ona ne koristi za rast i razvoj. Unutar sekundarnih metabolita fenoli su naj eš i spojevi koji imaju svojstvo alelopatije. Dva su biosintetska puta kojima nastaju fenolni spojevi: šikimatski put (najstaje ve ina fenola, Slika 4.) i malonatni put (manji zna aj za biljke, uglavnom nastaju fenoli u gljiva i bakterija). Ovi spojevi sadrže fenolnu skupinu; hidroksilnu (-OH) funkcionalnu skupinu na aromatskom prstenu. Fenoli su kemijski heterogena skupina, razlikujemo fenole topive samo u organskim otapalima, topive u vodi (glikozidi i karboksilne kiseline) i netopive polimere (npr. lignin).

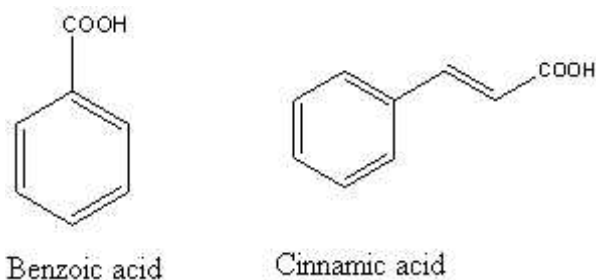
Osim uloge da inhibira rast susjednih biljaka, fenoli imaju i druge uloge u biljkama kao što su obrana od biljojeda i patogenih organizama, mehani ka potpora, privla enje oprašiva a i rasprostranjiva a plodova, zaštita od UV-zra enja i dr.

U kontekstu alelopatije sam izraz „fenolni spojevi“ zapravo ima labavo zna enje, ali op enito se pod istim smatra sljede i niz spojeva: jednostavni aromatski fenoli, hidroksi i supstituirane benzojeve kiseline i aldehidi, hidroksi i supstituirane cimetne kiseline, kumarini, tanini i poneki flavonoidi. U tlu fenoli se mogu nalaziti u tri oblika: slobodnom, reverzibilno vezanom i vezanom obliku. *Orto*-supstituirane fenole kao što su salicilna i o-kumarinska kiselina, i dihidro-supstituirane fenole kao što su protokatehinska i kavina kiselina, apsorbiraju minerali gline formiraju i helatne komplekse s metalima. Slobodni fenolni spojevi mogu se akumulirati u rizosferi tla, posebno u tlima natopljenima vodom koja je bogata biljnim otpadima, što utje e na akumulaciju i dostupnost hranjivih tvari u tlu, i brzinu kruženja hranjivih tvari, koji tako u kona nici utje u na rast biljaka.



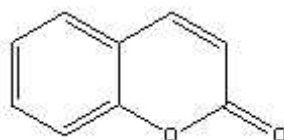
Slika 4. Šikimatski put sinteze aromatskih aminokiselina (<http://5e.plantphys.net>)

Potrebno je napisati nešto o alelopatijskim mehanizmima fenola. Naime, fenoli, izme u ostalog, utje u na promjenu propusnosti membrana i mogu dovesti do pove anja propusnosti. Tako er utje u na unos hranjivih tvari, tj. inhibiraju njihov unos hranjivih tvari u biljku iz okoliša te utje u na normalan rast biljke. Pokusom kojim je biljka krastavca (*Cucumis sativus*) tretirana 7 dana benzojevom kiselinom i derivatima cimetne kiseline (Slika 5.), dobiveni su rezultati koji pokazuju da su opadanje u fenolnoj glikozilaciji i smanjenje aktivnosti fenil- β -glukoziltransferaze (PGT) povezani s pove anjem permeabilnosti membrane [Zhao-Lui, 2010].



Slika 5. Fenoli korišteni u pokusu s krastavcem [Zhao-Lui, 2010].

Nadalje, fenolni spojevi inhibiraju stani ne diobe, produžavanje korijena i mijenjaju submikroskopske strukture u stanici, što za posljedicu ima nenormalan rast i razvoj cijele biljke. Zelena salata (*Lactuca sativa*) korištena je u pokusu gdje je bila tretirana fenolom kumarinom (Slika 6). Rezultati su pokazali razlike u inke kumarina - značajno inhibira produžavanje korijena, povećava debljinu stani ne stijenke, smanjuje količinu Golgijeva tijela i reducira stani nu aktivnost.



Coumarin

Slika 6. Kumarin, korišten u pokusu sa zelenom salatom [Zhao-Lui, 2010].

Fenolne alelokemikalije utječu i na procese fotosinteze i stani nog disanja. Vezano za proces fotosinteze, taj utjecaj se očituje se u smanjenju količine klorofila i smanjenoj stopi fotosinteze. Što se tiče pak stani nog disanja (respiracije), utjecaj fenola uključuje slabljenje apsorpcije kisika. Pokusi izvedeni na ovu temu pokazuju da koncentracije od 10–30 $\mu\text{mol/L}$ kumarina, kavine kiseline, ferulne kiseline, cimetine kiseline i vaniline kiseline značajno inhibiraju rast soje (*Glycine max*), a fotosintetski produkti i sadržaj klorofila su snažno reducirani. Druga studija, gdje su sjemenke krastavca inkubirane u otopini koja sadrži derivate benzojeve i cimetine kiseline, pokazuje smanjenje transpiracije listova i provodljivosti pupa i te smanjenje unutarstani ne koncentracije CO_2 .

Daljnji utjecaji fenola očituju se u različitim enzimskim funkcijama i aktivnostima. Određeni fenoli imaju inhibitornu ulogu, ali i stimulativnu. Na temelju prijašnjih provedenih ispitivanja demonstrirani su sljedeći utjecaji fenola kao alelokemikalija: klorogena kiselina, kavina kiselina i katehol inhibiraju i djeluju na aktivnost fosforilaza; cimetna kiselina i njeni derivati mogu inhibirati hidrolitičku aktivnost ATPaza; tanini mogu inhibirati aktivnost peroksidaze, katalaze i celulaze. Neka novija istraživanja pokazuju i pozitivne utjecaje fenola, npr. tretiranjem peroksidaze s vanilinom kiselinom koncentracije 0,5mM, odnosno 1mM njena aktivnost se povećava za 18%, odnosno 47%.

Zapaženi su i utjecaji fenola na redukciju i deaktivaciju fizioloških aktivnosti biljnih hormona. Određeni spojevi (hidroksil-benzojeva kiselina, polifenoli) uključeni su u proces

dekompozicije indol-octene kiseline (IAA) i giberelina. Neki fenoli (ferulna kiselina, cimena kiselina) utječu i na sintezu proteina u biljaka, tj. mogu ju inhibirati.

Ono što je bitno jest činjenica da su u zadnjih dvadesetak godina vrlo napredovale tehnike i metode izolacije čak i najmanjih količina alelopatskih fenola. Za detekciju i kvantifikaciju fenola koriste se metode poput tekuće ekstrakcije u kombinaciji s plinovitom kromatografijom, planarna kromatografija, kromatografija u stupcu sa silika-gelom, kromatografija ionske izmjene, kapilarna elektroforeza.

4. PRIMJERI ALELOPATIJE

4.1. Alelopatija kao mehanizam invazije *Typha angustifolia*

Svjedoci smo kako je bioraznolikost u svijetu u opadanju. Upravo jedan od razloga je i invazija i premještanje egzoti naih vrsta, usitnjavanje i fragmentacija staništa i, naravno, negativna ljudska aktivnost. *Typha angustifolia* (uski poljski rogoz, Slika 7.) jedna je invazivna i egzotična vrsta rogoza u Sjevernoj Americi koja često stvara monokulture u poremećenim, oštećenim mjestima i invazivnija je od mnogih domaćih vrsta istog roda. Ta vrsta ima alelopatski učinak, što je pokazano pokusom u kojem je *T. angustifolia* posađena zajedno s autohtonom biljkom *Bolboschoenus fluviatilis* (riječna trska) u zemlju s i bez aktivnog ugljena (aktivni ugljen veže na sebe neke sekundarne metabolite koji mogu inhibirati rast biljke) te su kvantitativno i kvalitativno određeni fenolni produkti nastali u korijenu rogoza. Zapažen je jak alelopatijski učinak *T. angustifolia* na *B. fluviatilis* što se vidjelo po smanjenju dužine najvećeg lista, korijena i izdanka te sveukupnoj biomasi *B. fluviatilis* [Jarchow, 2009.]. Pokusom je paralelno ispitano da li vrsta *T. angustifolia* proizvodi iste ili različite alelopatske tvari kao i domaća vrsta rogoza *Typha latifolia* i u kojoj količini. Dobiveni rezultati pokazuju kako obje vrste proizvode različite fenolne produkte, ali u približno istoj količini. Iz toga možemo djelomično zaključiti kako alelopatija, odnosno alelokemikalije mogu biti specifične za pojedinu vrstu [Jarchow, 2009.]. U korijenu *T. latifolia* dominantan fenol je hidroksicimetna kiselina, dok u korijenu *T. angustifolia* nijedan fenol nije dominirao. Što se tiče aktivnog i neaktivnog ugljena, rezultati su pokazali kako nema statistički značajne razlike u utjecaju na rast korijena, izdanka niti ukupne biomase na obje biljke (*T. angustifolia* i *B. fluviatilis*). Kao zaključak može se reći da *T. angustifolia* proizvodi i koristi različite alelokemikalije od domaćih istovrsnih biljki te na taj način stvara vlastiti mehanizam invazije.



Slika 7. *Typha angustifolia* (<http://vitalsignsme.org>)

4.2. Alelokemikalije ispuštene iz biljaka riže (*Oryza sativa*)

Biljke riže posebno su proučavane u kontekstu alelopatije zbog njenog doprinosa u borbi protiv korova. Alelopatska svojstva riže razlikovana su i s obzirom na porijeklo, japanska riža je više alelopatska nego indijska ili hibrid japansko-indijske. Veliki broj različitih vrsta riže uzgajan je i u polju i u laboratorijskim uvjetima zajedno s drugim biljkama te je utvrđena njena inhibitorna aktivnost na rast susjednih biljaka. U samim ekstraktima riže identificirano je mnogo sekundarnih metabolita, fenola, masnih kiselina, terpena, indola. Ta saznanja potaknula su i ohrabrila istraživanja na riži kojima se htjelo doznati da li te spojeve ispuštaju samo žive biljke riže ili neke tvari potječu i iz izlučevina korijenja i raspadnutih ostataka biljke.

Prve spoznaje o alelopatskom utjecaju riže potekle su prilikom pregledavanja polja riže u Arkansasu, SAD, gdje je utvrđeno da je 191 od 5000 biljaka riže inhibirala rast vrste *Heteranthera limosa*. Nakon toga zabilježeni su još mnogi takvi slučajevi u riči riže diljem SAD-a te u Egiptu. Alelopatski potencijal riže istražen je pokusom u kojem su sjemenke osam sorti riže uzgajane u petrijevim posudama u laboratorijski kontroliranim uvjetima, a za pokus odabrane su tri test-biljke: lucerna (*Medicago sativa*), grbaštica (*Lepidium sativum*) i zelena salata (*Lactuca sativa*) zbog svog poznatog ponašanja tijekom klijanja. Pokus je pokazao da sjemenke svih testiranih sorti riže prilikom svog ranog razvoja inhibiraju rast korijena, izdanka i svježju masu test-biljaka [Hisashi, 2008].

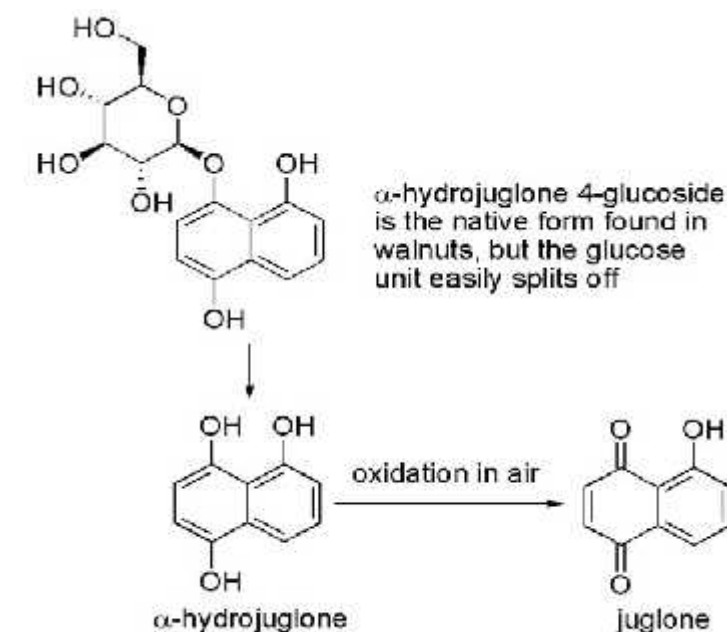
Iako su sekundarni metaboliti prisutni u svim biljnim tkivima, samo oni spojevi koji budu konačno ispušteni u okoliš i inhibiraju druge biljke, imaju alelokemijska svojstva. Također je bitno spomenuti kako su za sva alelopatska istraživanja biološki značajniji spojevi iz izlučevina korijenja, nego li spojevi u samom biljnom tkivu. Štoviše, pokazano je kako nema značajne povezanosti između razine inhibiranja tvari u biljci i njihove razine u izlučevinama korijenja [Hisashi, 2008].

I u ekstraktima raspadnutih ostataka riže utvrđeno je prisutnost različitih fenolnih kiselina, 2-hidroksifeniloctena kiselina, 4-hidroksibenzojeva kiselina, vanilina kiselina, *p*-kumarinska kiselina i ferulona kiselina. Ukupno je 13 različitih fenolnih kiselina izolirano iz stabljike riže, a u najvećoj količini izolirana je *p*-kumarinska kiselina, međutim, sumnjalo se da su fenoli zapravo uključeni u rižina alelopatska svojstva jer količina fenola pronađena u tlu na kojem je uzgajana riže nije dovoljna da bi uzrokovala fitotoksičan efekt.

Rezultati jednog pokusa pokazali su da je u vodi dobivenoj iz tla u kojem su 48 sati inkubirane riža s alelopatskim svojstvima i nealelopatskim svojstvima, utvrđena prisutnost nekoliko fenolnih kiselina i masnih kiselina. U vodi dobivenoj iz tla gdje je bila inkubirana samo riža s alelopatskim svojstvima bila je prisutna veća koncentracija 4-hidroksibenzaldehida, 4-hidroksibenzojeve kiseline, 3-hidroksibenzojeve kiseline i *p*-kumarinska kiseline. Temeljeno na ovim i sličnim eksperimentima predloženo je kako su upravo fenoli ispušteni iz korijena žive riže povezani s alelopatskim učinkom riže pri uništavanju korova. Fenolne kiseline su fitotoksične za mnoge biljke u koncentracijama većim od 1mM [Hisashi, 2008]. Ipak, uzimajući u obzir inhibitornu aktivnost fenola, čak i da su sve fenolne kiseline fitotoksične kao 4-hidroksibenzojeva kiselina, zaključeno je da razina fenola ispuštenih iz riže nije dovoljan uzrok inhibicije rasta susjednih biljaka.

4.3. Alelopatska svojstva crnog oraha (*Juglans nigra*)

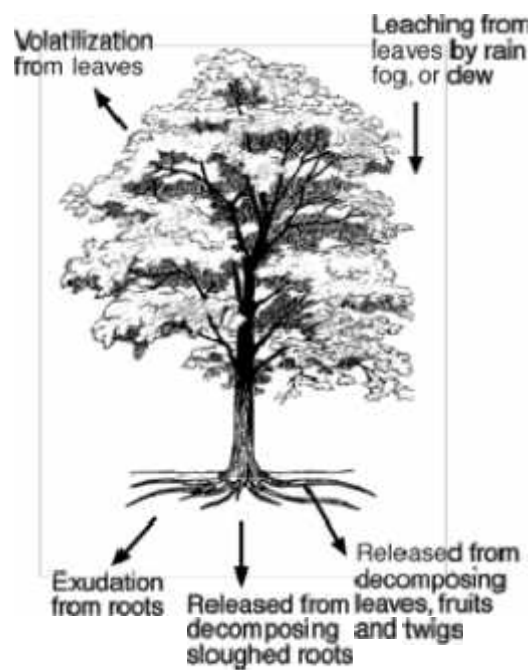
Sama alelopatija igra važnu ulogu u šumskim ekosustavima, utječe na sastav i rast vegetacije i na neki način postavlja, tj. omogućuje obrasce šumske regeneracije. Odavno je poznato kako biljke posađene u blizini crnog oraha požute, uvenu ili uginu. Crni orah proizvodi glikozidno vezanu, netoksičnu, bezbojnu tvar hidrojuglon. On se nalazi u lišću, korijenu, ljuskama i kori crnog oraha. Kada hidrojuglon dođe u doticaj sa spojevima u zraku ili tlu, pretvara se u toksični, alelopatski spoj juglon (5-hidroksi-*naftakinon*). Na Slici 8. prikazane su strukturne formule hidrojuglona i juglona te proces oksidacije. Juglon je prisutan u svim dijelovima crnog oraha, ali najkoncentriraniji je u pupoljcima, izdancima i deblu oraha. Juglon na mnoge načine može biti ispušten u okoliš (Slika 9.). Može isparavati iz listova, može biti ispran sa listova kišom ili maglom. Može biti ispušten iz strunulog korijena, listova, plodova ili granica, ili pak putem izlučevina iz korijena. Simptomi alelopatskog učinka uključuju uvenuće, žućenje, klorozu lista ili smrt dijela ili cijele biljke. Juglon potiče stvaranje kalusa u ksilemu, što dovodi do venusa vršnog izdanka, odnosno nepovratnog uvenuća cijele biljke. Juglon inhibira i pojedine enzime koji sudjeluju u metabolizmu, posebice u respiraciji. Sprječava klijanje sjemenki i rast biljaka na udaljenosti 15 do 18 m od stabla oraha. Solanaceae (pomoćnice), npr. rajčica, papar, patlidžan najosjetljivije su i najugroženije biljke od djelovanja juglona. Ipak, mnoge zeljaste i drvenaste biljke otporne su na djelovanje juglona, npr. neke vrste javora, breze i bukve, mrkva, kukuruz, višnja i dr.



Slika 8. Oksidacija netoksi nog hidrojuglona u toksi ni juglon (<http://blog.khymos.org>)

Juglon je slabo topiv u vodi i zbog toga se ne širi brzo u tlu. Toksi nost je utvr ena u svim tlima u kojima je prisutno korijenje crnog oraha, s time da je najtoksi nije upravo ono podru je ispod samog stabla. Iako je slabo topiv u vodi, male koncentracije juglona mogu biti dovoljne da naštete osjetljivim biljkama.

Akumulacija toksina u tlu ovisi o tipu tla, odvodnji, prozra nosti, temperaturi i djelovanju mikroorganizama. Mikroorganizmi u tlu koriste alelokemikalije kao izvor energije te njihovom metaboli kom razgradnjom mogu proizvesti kemikalije koje nisu otrovne za biljke. Kada je tlo dobro isušeno i prozra eno, populacija aerobnih mikroorganizama može ubrzati taj proces. Za razliku od vlažnog, slabo prozra enog tla kakvo nalazimo u mnogim urbanim prostorima, koje ne pospješuje rast mikroorganizama te samim time tlo oskudijeva organskim tvarima, pove an je i rizik ošte enja biljaka posa enih u blizini oraha. Toksini radije prijanjaju na organsku tvar nego da ih biljka apsorbira.



Slika 9. Na ini ispuštanja juglona u okoliš (<http://pubs.ext.vt.edu>)

5. EKOLOŠKI POGLED NA ALELOPATIJU

Alelopatija je važna s agronomskog gledišta jer se neke alelopatske biljke, a to su najčešće usjevi, koriste kao „prirodni herbicidi“. Istraživanja alelopatije pružaju perspektivu da se smanji uporaba tradicionalnih herbicida ako se rast korova uspije staviti pod nadzor koriste i kemikalije ispuštene iz usjeva. „Kontroliranje“ korova alelopatijom naravno da ima prednost nad tradicionalnim herbicidima što se tiče utjecaja na okoliš, bilo da se radi o prirodnim herbicidima ili alelopatskim spojevima ispuštenim iz živih biljaka usjeva ili raspadnutih dijelova biljke. Razlozi zašto su prirodni herbicidi prikladniji nego tradicionalni leže u tome što su ovi prvi vjerojatno biorazgradivi i manje štetni za okoliš, ali naravno da neki alelopatski spojevi mogu biti i toksični pa se u vezi toga provode brojna ekotoksikološka istraživanja.

Ako izuzmemo u inak na ciljne korove, moramo razmotriti i da li alelokemikalije pogađaju i ne-ciljne organizme i da li takva biljka sama po sebi štetno djeluje na uzgajano polje ili prirodne sredine.

Rezultati eksperimenata iz laboratorija i na prirodnom staništu ukazuju na različite, selektivne odgovore različitih biljaka na alelokemikalije. Nadalje, neke studije pokazale su kako su dvosupnice osjetljivije od jednosupnica. Zapravo, odgovor biljnih vrsta na alelokemikalije ne može se predvidjeti dok nije poznat točan način djelovanja određenog alelopatskog spoja. Značajke sjemenki kao što su veličina ili propusnost sjemene lupine mogu utjecati na unos i u inak alelokemikalija u sjemenkama. U testovima klijavosti pokazalo se da su vrste sa sitnijim, manjim sjemenkama jače inhibirane od onih s većim sjemenkama pri jednakoj koncentraciji alelokemikalije.

Još jedan zanimljiv put djelovanja alelopatije na biljne vrste je inhibicija mikrobne simbioze kao što su mikoriza ili fiksacija dušika. U prirodnim uvjetima, sadnice crne smreke (*Picea mariana*) koje rastu u blizini grmlja alelopatske biljke *Kalmia angustifolia* imaju znatno nižu razinu mikorize nego udaljenije sadnice. Prisutnost *K. angustifolia* reducira rast pojedinih dijelova sadnica, npr. granica, listova i debla te smanjuje koncentracije dušika i fosfora u listovima.

Spojevi ispušteni iz žive i herbicidom ubijene biljke *Elytrigia repens* (Slika 10.) navodno inhibiraju simbiozu između bakterija *Rhizobium* i nekih leguminoza, npr. djeteline. Laboratorijski nalazi pokazali su da spojevi iz *E. repens* specijalno inhibiraju formiranje kosmatog korijenja, a koje je potrebno za infekciju bakterijama. Reducira se stvaranje nodula

u leguminoznim biljkama. Spojevi koji inhibiraju rast kosmatog korijenja ne utječu na rast bakterija *Rhizobium*.



Slika 10. *Elytrigia repens* (<http://www.biolib.cz>)

Alelopatija pokazuje u inak na populaciju i na strukturu zajednice koji se oituje u smanjenju broja i veličine populacije drugih vrsta, a to je upravo zbog toga što alelopatija za posljedicu ima smanjenje mogućnosti kompeticije obližnjih vrsta. Dolazi i do promjena u varijaciji genotipova pojedinih biljnih populacija. Kao primjer navodim rajsko stablo (*Ailanthus altissima*), čije su alelokemikalije odgovorne za promjene u zalihima gena susjednih biljnih vrsta.

Kao što sam navela u prethodnom poglavlju, alelopatija može biti korištena kao mehanizam invazije nekih biljaka kako bi se one uklopile u neki novi ekosistem. Osim spomenute biljke *Typha angustifolia*, kao agresivni kolonizatori poznate su *Elytrigia repens* i *Vulpia myuros* (Slika 11), zatim drvenasti korov *Lantana camara* (Slika 12) i dr.



Slika 11. *Vulpia myuros* (<http://luirig.altervista.org>)



Slika 12. *Lantana camara* (<http://gardensandplants.com>)

6. ZAKLJUČAK

Ono što se može složiti jest da su neke biljke zaista zanimljive zbog svoje sposobnosti inhibiranja rasta i razvoja susjednih biljaka. Osim biljaka, alelopatska svojstva mogu imati i alge, gljive, mikroorganizmi te koralji. Različiti sekundarni metaboliti (nusprodukti sekundarnih procesa u biljaka koje ona ne koristi za rast i razvoj) su upravo ti spojevi koji omogućuju alelopatsko djelovanje, među kojima fenoli zauzimaju glavno mjesto. Na temelju provedenih istraživanja može se doći do indicija da su neke alelokemikalije karakteristične za pojedinu vrstu, npr. kod različitih vrsta rogoza.

Konačno možemo zaključiti kako je alelopatija zaista jedan način sredstva pojedinih biljaka koje posjeduju to svojstvo da se bolje i lakše uklape u određenu biljnu zajednicu, da si oslobode prostor, da opstanu. Ipak, opisala bih da je alelopatija više negativan proces negoli pozitivan zbog činjenice da alelopatski sposobna biljka smanjuje bioraznolikost na području na kojem ona raste. S agronomskog gledišta, fenomen alelopatije može uvelike biti koristan i vrlo dobra zamjena umjetnim herbicidima u borbi protiv korova.

Brojnost i raznolikost alelokemikalija ogromna je i mnogi se u njoj još tek trebaju otkriti i utvrditi. Veliki broj istraživanja provodi se u ovom zanimljivom području, koje će omogućiti nove primjene u agronomiji, biljnoj tehnologiji, a smatram da je upravo molekularna biologija disciplina koja omogućuje detaljna istraživanja struktura i mehanizama alelokemikalija.

7. SAŽETAK

Alelopatija je biološki fenomen koji se odnosi na pozitivan i uglavnom negativan utjecaj organizma (najčešće biljaka) na rast i razvoj drugog organizma ispuštanjem alelokemikalija u okoliš. Biljna alelopatija je zapravo jedan od načina kako biljka preživljava u prirodi te smanjuje kompeticiju okolnih biljaka. Alelokemikalije su zapravo sekundarni metaboliti, spojevi koje biljka ne koristi za svoj metabolizam, već su to nusprodukti. Među svim sekundarnim metabolitima, fenoli su najčešće alelokemikalije, a nastaju šikimatskim i malonatnim putem. Puno je različitih i zanimljivih primjera alelopatije, u radu su navedeni: alelopatija kao mehanizam invazije biljke *Typha angustifolia*, alelokemikalije ispuštene iz biljaka riže, alelokemikalije ispuštene iz crnog oraha i dr. S agronomskog gledišta, alelopatija je važna jer se poneki usjevi, npr. riža, koriste kao prirodni herbicidi protiv rasta korova. Osim ciljnih organizama, alelopatija također pogađa i ne-ciljne organizme. Ekološki uinci, nadalje, odnose se u inhibiciji mikrobnih simbioza (mikoriza, fiksacija dušika), promjeni u populaciji i zajedničkim strukturama, genotipske varijacije u biljnim populacijama, invazivne vrste i dr.

8. SUMMARY

Allelopathy is a biological phenomenon where one plant inhibits the growth and development of another plant through the release of chemicals in the environment. In essence, plant allelopathy is used as a means of survival in nature, reducing competition from plants nearby. Allelochemicals in fact are secondary metabolites, which are not required for metabolism of the allelopathic organism. Phenols are the most important category of the many secondary metabolites implicated in plant allelopathy. Phenolic compounds arise from the shikimic and malonate acid metabolic pathways in plants. There are many interesting examples of allelopathy: allelopathy as a mechanism for the invasion of *Typha angustifolia*, allelochemicals released from rice plants, allelochemicals released from black walnuts and others. From an agronomic point of view, allelopathy is important because some weed plants like rice are used as natural herbicides against crop production. Apart from target plants, non-target plants are affected by allelopathy too. Other ecological effects are evident through inhibition of their microbial symbionts such as mycorrhiza and nitrogen fixing bacteria, changes in population and community structure, then changes in genotypic variation in plant populations, invasive plants etc.

9. LITERATURA

Jarchow Meghan E., Cook Bradley J.(2009): Allelopathy as a mechanism for the invasion of *Typha angustifolia*, Plant Ecol, © Springer Science+ Business Media B.V.

Hisashi Kato-Noguchi (2008): Allelochemicals Released from Rice Plants, Japanese Journal of Plant Science

Kruse Mariane, Strandberg Morten, Strandberg Beate (2000): Ecological Effects of Allelopathic Plants- Review, NERI Tehnical Report, No.315

Zhao-Hui Li, Quiang Wang, Xiao Ruan, Cun-De Pan, De-An Jiang (2010): Phenolics and Plant Allelopathy, Molecules 15, 8933- 8952.

www.wikipedia.com

www.gardeningknowhow.com

www.accessscience.com

www.ces.ncsu.com

www.csip.cornell.com